Die Embryologie der *Liliaceae* und ihre systematische Bedeutung

Von

Karl Schnarf

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Februar 1929)

Die stammesgeschichtliche Forschung stützt sich grundsätzlich auf alle die verschiedenen Gebiete der Biologie in gleicher Weise, auf die Paläontologie, Morphologie, Ontogenie ebenso wie auf die Anatomie, Zytologie, Physiologie, Ökologie, Pflanzengeographie, Serodiagnostik. Keines dieser Gebiete hat dabei eine beherrschende Stellung, vielmehr ist jedes die Ergänzung und der Prüfstein der andern. Daß sie in verschiedenem Maße an den vorliegenden Ergebnissen der Forschung beteiligt sind, ist nicht in ihrem Wesen, sondern in ihrer technischen Anwendbarkeit begründet. Diesen Standpunkt zu betonen, erscheint deshalb notwendig, weil hier die embryologischen Verhältnisse in erster Linie erörtert, aber nicht in einseitiger Weise als unbedingt verläßliche Führer in der Phylogenie hingestellt werden sollen.

Die folgenden Ausführungen sind dem System der *Liliaceae* gewidmet. Sie haben zum Teil den Charakter eines Sammelberichtes, zum anderen Teile sollen sie ein Programm sein. Das erstere insofern, als sie einen Überblick über die embryologischen Verhältnisse dieser Familie geben, das letztere deshalb, weil sie zeigen sollen, daß eine gründliche, allmählich alle Lücken ausfüllende embryologische Durchforschung geeignet ist, die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb dieser Familie und darüber hinaus einer Aufklärung zuzuführen.

Daß das natürliche System der *Liliaceae* noch bei weitem nicht ergründet ist, zeigt der Umstand, daß die Einteilung und Umgrenzung dieser Familie von den Autoren sehr verschieden beurteilt worden ist. Es sei in dieser Hinsicht namentlich auf die Ansicht K. Fritsch's[1] hingewiesen, daß die *Liliaceae* in dem weiten Sinne Engler's eine polyphyletisch entstandene Gruppe seien. Diese Ansicht gab dann die Fragestellung für die vergleichend-anatomischen Studien, die von einigen Schülern Fritsch's ausgeführt wurden. Die Ergebnisse solcher vergleichend-anatomischen Untersuchungen leiden natürlich durch die Lückenhaftigkeit des Materials. Noch größer ist aber dieser Mangel, wenn embryologische Befunde für die Systematik verwertet werden sollen.

---

[1] Vgl. diesbezüglich die von diesen Autor verfaßte »Vorbemerkung« Arbeit von J. Menz (1910) und die daselbst angeführte Literatur.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Das embryologische Tatsachenmaterial über die *Liliaceae*, das in neuerer Zeit namentlich durch die Arbeiten Stenar's (1925, 1928*a*, *b*) und Ono's vermehrt worden ist, wird zunächst im folgenden in Form einer kurzen tabellarischen Aufzählung vorgeführt. Diese beschränkt sich auf die Anführung einiger weniger embryologischer Eigentümlichkeiten, die für die *Liliaceae* besonders wichtig sind. Hinsichtlich der Entwicklung des männlichen Gametophyten wird die Verbreitung der simultanen und sukzedanen Teilung der Pollenmutterzellen vorgeführt. Ganz auffallend variabel ist ferner die Ontogenie des weiblichen Gametophyten. Zunächst zeigt schon die primäre Archesporzelle, aus welcher dieser hervorgeht, insofern ein verschiedenes Verhalten, als sie entweder direkt zur Embryosackmutterzelle wird oder sich in zwei Tochterzellen teilt, von denen die eine zur Embryosackmutterzelle, die andere zur Deckzelle wird (vgl. diesbezüglich Dahlgren, 1927, ferner meine Embryologie der Angiospermen, p. 68). Weiter bietet die Entwicklung des Embryosackes der *Liliaceae* neben dem Normaltypus eine große Zahl von abnormalen Entwicklungsweisen. Endlich zeigt es sich, daß bei den *Liliaceae* die Ausbildung des Endosperms entweder nach dem nuklearen oder dem helobialen Typus vor sich geht.

Wenn wir uns zunächst in der folgenden Tabelle auf diese Verhältnisse beschränken, so geschieht dies deshalb, weil wir nur diesbezüglich größeres Material haben und weil andere Verhältnisse beschränktere Bedeutung in dieser Familie haben, wie die Ausbildung der Antipoden, die Haustorien oder die Verhältnisse des weiblichen Archespors. Auf diese Erscheinungen werden wir in den späteren Erörterungen noch zurückkommen. Sehr wertvoll wäre es natürlich auch, wenn die Chromosomenzahl, die Entwicklung des Embryos und die Zahl der Kerne im reifen Pollenkorne verwertet werden könnte, aber darüber liegen in der Literatur zu wenig oder doch zu wenig kritisch gesichtete Angaben vor.

Als Grundlage für diese Tabelle dient uns das System von Engler (nat. Pflanzenfam. und Nachträge) und innerhalb desselben werden diejenigen Arten angeführt, über welche embryologische Angaben vorliegen. Die oben angegebenen Einzelheiten der Entwicklung des Gametophyten werden durch folgende Zeichen ausgedrückt:

sim. = simultane Teilung der Pollenmutterzellen;
succ = sukzedane
Deckz.! = von der primären Archesporzelle werden Deckzellen abgegliedert;
Deckz. ⊖ = es werden keine Deckzellen gebildet;
N.-T. = Normaltypus der Embryosackentwicklung;
Scilla-T. = Scillatypus
Lil.-T. = Liliumtypus
He = helobiale Endospermentwicklung;
Nu = nukleare

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

I. Melanthioideae.

1. Tofieldieae.

Tofieldia calyculata Deckz.!; N.-T.; He (Afzelius 1918, Seelieb 1924),
Tofieldia japonica He (Ono 1928),
Narthecium asiaticum He (Ono 1928).

2. Heloniеae.

Heloniopsis breviscapa Deckz.!; N.-T.; He (Ono 1926),
Metanarthecium luteo-viride He (Ono 1928).

3. Veratreae.

Zygadenus elegans Deckz.!; N.-T. (Stenar 1928*b*).
Veratrum album succ.; Deckz.!; N.-T.; He (N. Wagner 1917; Stenar 1928*b*),
Veratrum album var. *lobelianum* He (Ono 1928),
Maackii He (Ono 1928).

4. Uvularieae.

Gloriosa virescens, superba succ.; Deckz. Θ; N.-T.; Nu (Afzelius 1918).
Uvularia sessilifolia succ.;[1] Deckz. Θ (Alden 1912),
grandiflora N.-T. (Vesque 1879; Stenar 1925).
Tricyrtis hirta succ.; Deckz. Θ; N.-T.: Nu (Guignard 1882, 1884; Ishikawa 1916; Ikeda 1902).

5. Anguillarieae.

6. Colchiceae.

Colchicum autumnale succ.; Deckz. Θ; N.-T.; Nu (Heimann-Winawer 1919).

II. Herrerioideae.

III. Asphodeloideae.

1. Asphodeleae.

a) Asphodelinae.

Asphodelus albus sim. (Zalewski 1882; Strasburger 1880; Suessenguth 1921),
Asphodelus fistulosus He (Stenar 1928*a*).
Asphodeline lutea sim.; Deckz.!; N.-T.; He (Strasburger 1880; Suessenguth 1921; Schnarf 1928*b*),
Asphodeline liburnica sim; He (Stenar 1928*b*).
Eremurus himalaicus sim.; Deckz.!; N.-T.; He (Stenar 1928*b*; Suessenguth 1921).
Bulbine[2] *longiscapa* sim. (Suessenguth 1921),
annua sim.; He (Stenar 1928*a*, *b*),
frutescens sim.; He (Stenar 1928*a*, *b*).

---

[1] In meiner Embryologie der Angiosp., p. 7, gab ich sim. an. Nach dem Wortlaut des Autors möchte ich jedoch succ. für richtiger halten. Denn der Autor sagt auf p. 443: »At the end of this division (heterotypische Teilung) a resting nucleus is formed in each of the daughter cells, but no wall separates the two«.

[2] In Übereinstimmung mit Stenar wird *Bulbine* den *Asphodelinae, Paradisea* den *Anthericinae* zugewiesen; diese Umstellung wird später noch begründet werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

b) Anthericinae.

Anthericum liliago succ. (Strasburger 1880; Zalewski 1882),
ramosum succ.; Deckz.!; N.-T.; He (Strasburger 1895; Suessenguth 1921; Stenar 1925, 1928*a*; Schnarf 1928*b*).
Paradisea liliastrum succ.; N.-T.; He (Stenar 1928*b*).
Chlorophytum Sternbergianum succ. (Suessenguth 1921),
» *orchidastrum* Deckz.! N.-T (?) (Jönsson 1879/1880),
comosum Nu (Ono 1928).
Arthropodium cirrhatum N.-T.; He (Stenar 1928*b*).

c) Chlorogallinae.

d) Odontostominae.

e) Eriostominae.

f) Xeroneminae.

g) Dianellinae.

Dianella sp. sim. (Palm 1920).

2. Hemerocallideae.

Hemerocallis fulva succ.; Deck. ϴ (selten!); N.T.; Nu (Juel 1897; Fullmer 1899; Strasburger 1879, 1882; Vesque 1878; Timm 1928; Ono, 1928),
Hemerocallis citrina succ.; Deckz. ϴ; N.-T. (Timm 1928),
flava succ. (Zacharias 1888).
Hosta Sieboldiana succ.; Deckz.!; N.-T. (Miyake 1906, Stenar 1925).
» *ovata* succ. (Sykes 1908, Sachs 1874),
coerulea Nu (Ono 1929).

3. Aloineae.

a) Kniphofinae.

Kniphofia Tuckii sim. (Suessenguth 1921).
Kniphofia aloides Deckz.!; N.-T. (Schnarf, nicht veröffentlicht).

b) Aloinae.

Apicra spiralis sim. (Guignard 1915).
Haworthia cymbiformis sim. (Suessenguth 1921),
sp. sim (Guignard 1915),
subfasciata Deckz.!; N.-T. (Mellink 1880)
Gasteria trigona sim. (Suessenguth 1921),
» *obtusifolia* sim. (1921),
verrucosa sim. (1921),
glabra sim. (Guignard 1915),
sp. Deckz.!; N.-T. (Stiffler 1925).
Aloë Eru sim. (Suessenguth 1921),
» *nobilis* sim. (1921),
caesia sim. (Guignard 1915),
striata sim. (» 1915),
humilis sim. (1915).

4. Aphyllantheae.

5. Johnsonieae.

6. Dasypogoneae.

7. Lomandreae.

8. Calectasieae.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

IV. Allioideae.

1. Agapanthieae.

Agapanthus sp. succ. (Palm 1920).

2. Allieae.

Gagea lutea succ.; Deckz. ⊖; Lil.-T.; Nu (Stenar 1927; Krupko 1928; Sakamura und Stow 1926),
arvensis Nu (Hofmeister 1849),
bohemica Nu (Nemec 1923).

Allium fistulosum succ.; Deckz. ⊖; Scilla.-T.; Nu (C. Ishikawa 1897; Strasburger 1879; Ono 1928),
odorum succ.; Deckz. ⊖; Scilla-T.; Nu (Schürhoff 1922; Modilewski 1925; Dahlgren 1927; Strasburger 1879),
fallax Deckz. ⊖ (Vesque 1878),
strictum Deckz. ⊖ (Dahlgren 1927),
ursinum succ. (Guignard 1884),
moly succ. (Strasburger 1880; Miyake 1906; Zalewski 1882),
tricoccum succ. (Nothnagel 1916),
victorialis succ. (Miyake 1906),
cepa succ. (Wimmel 1850; Miyake 1906),
spirale succ. (Wimmel 1850),
narcissiflorum (Strasburger 1875),
paniculatum Nu (Modilewski 1928),
Ledebourianum Nu (Ono 1928).

Nothoscordum fragrans Nu (Strasburger 1879).

3. Gilliesieae.

V. Lilioideae.

1. Tulipeae.

Lilium candidum succ.; Deckz. ⊖; Lil.-T. (Strasburger 1880, 1882, 1908; Zalewski 1882; Miyake 1906; Farmer und Moore 1905; Vesque 1878; Mottier 1898; Bernard 1900).
Lilium longiflorum succ.; Deckz. ⊖; Lil.-T.; Nu (Dixon 1895; Yamanouchi 1901; Ferguson 1907).
Lilium croceum succ.; Lil.-T.; Nu (Grégoire 1899; Strasburger 1882; Guignard 1885; Soltwedel 1882).
Lilium martagon succ.; Deckz. ⊖; Lil.-T.; Nu (Zimmermann 1893; Guignard 1884, 1889, 1891; Sargant 1896, 1897; Grégoire 1893; Mottier 1898; Strasburger 1908; Overton 1891).
Lilium canadense succ. (C. E. Allen 1905).
speciosum (Grégoire 1899).
tigrinum (1899; Schaffner 1906).
philadelphicum succ.; Deckz. ⊖; Lil.-T.; Nu (Chamberlain 1897; Coulter 1897; Schaffner 1897).
Lilium chalcedonicum (Guignard 1885).
bulbiferum Deckz. ⊖; Lil.-T. (Treub und Mellink 1880).
superbum Lil.-T. (Guignard 1885).
umbellatum Lil.-T. (Mottier 1898).
sp. sp. succ. (Strasburger 1880; Mottier 1897).
Hansoni Nu (Ono 1928).
Cardiocrinum cordatum Nu (Ono 1928).
Fritillaria imperialis succ.; Lil.-T.; Nu (Grégoire 1899; Strasburger 1882, 1888; Dixon 1896; Saame 1906).
Fritillaria messanensis Deckz. ⊖ (Lechmere 1910).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fritillaria persica succ. Deckz. ⊖; Pep.-T.[1] (Strasburger 1882, 1884; Bambicioni 1928).
Fritillaria tenella Lil.-T. (Strasburger 1888).
Tulipa Gesneriana Deckz. ⊖; Lil.-T; Nu (Treub und Mellink 1880, Mellink 1880, Ernst 1901, Hérail 1889, Guignard 1900, Schniewind-Thies 1901),
silvestris Deckz. ⊖; Lil.-T. (Guignard 1900),
Celsiana Deckz. ⊖; Lil.-T. (»),
humilis Lil.-T. (Newton 1926),
Kolpakowskyana Lil.-T. (Newton 1926),
Greigi Lil.-T. (Cattorini 1914),
suaveolens Deckz. ⊖ (Guilliermond 1924).
Erythronium americanum Deckz. ⊖; Lil.-T.; Nu (Schaffner 1901),
albidum Deckz. ⊖; Lil. T.; Nu (Schaffner 1901),
dens canis Nu (Ono 1928).

2. Scilleae.

Gallonia candicans succ.; Deckz.!; N.-T; Nu (Schniewind-Thies 1901, Miyake 1906, Digby 1910, A. Meyer 1901).
Scilla sibirica succ.; Deckz.!; Scilla-T. (Schniewind-Thies 1901),
hyacinthoides Deckz.!; Scilla-T. (Mc Kenney 1904),
hispanica Deckz.!; Scilla-T. (Mc Kenney 1904),
japonica succ.; Nu Shimotomai 1927, Ono 1928),
campanulata Deckz.!; Scilla-T. (Guignard 1882, Mc Kenney 1904),
bifolia Deckz.! (Vesque 1879),
nutans Deckz.!; Scilla-T. (Vesque 1879, Guignard 1882),
patula Scilla-T. (Mellink 1880, Treub und Mellink 1880, Guignard 1882),
cernua Nu (Guignard 1882),
sp. succ. (Suessenguth 1921).
Ornithogalum pyrenaicum Deckz.!; Scilla-T. (Guignard 1882),
» *pyramidale* Deckz.! (Vesque 1878),
nutans He (Schnarf 1928a).
Drimiopsis maculata succ.; N.-T. (Baranow 1926).
Hyacinthus orientalis Deckz.!; Nu (Mellink 1880, Strasburger 1882).
Veltheimia capensis Deckz.!; N.-T. (Stiffler 1925; vgl. auch Dahlgren 1927, p. 382).

VI. Dracaenoideae.

1. Yucceae.

Yucca glauca succ.; Deckz.!; N.-T.; Nu (Folsom 1916),
gloriosa Deckz.!; N.-T. (Guignard 1882, Hérail 1889, Folsom 1916, Vesque 1879),
filamentosa Deckz.!; N.-T. (Koernicke 1901, Reed 1903, Stenar 1925).

2. Nolineae.

3. Draceaneae.

Cordyline stricta succ.; N.-T. (Stenar 1925),
» *cannaefolia* succ. (Suessenguth 1921).
Astelia Cunninghamii succ. (Stenar 1925),
nervosa var. *sylvestris* Deckz.! (Mc Carthy 1928).

---

[1] Vgl. diesbezüglich die Fußnote auf p. 80.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dracaena Hookeriana succ.; N.-T. (Stenar 1925).
Sanseviera[1] *macrophylla* succ. (Palm 1920),
cylindrica succ.; N.-T. (Stenar 1925),
mehrere sp. sp. succ. (Guérin 1927).

VII. Asparagoideae.

1. Asparageae.

Asparagus medeoloides succ. (Suessenguth 1919),
officinalis succ.; Deckz.!; Nu (Täckholm und Söderberg 1918, Shoji und Nakamura 1928, Robbins und Bortwiek 1925),
maritimus Deckz.! (Dahlgren 1927).

2. Polygonateae.

Clintonia borealis Deckz. Θ; Oen.-T.; Nu (Smith 1911),
udensis Nu (Ono 1928).

Smilacina sp. succ. (Lawson 1913),
amplexicaulis Deckz.! oder Θ; Scilla-T. (Mc Allister 1914),
racemosa Deckz.! oder Θ; Scilla-T. (Mc Allister 1913, 1914),
stellata Deckz.! oder Θ; Lil.-T. (Mc Allister 1909, 1914),
sessilifolia Deckz.!; Lil.-T. (Mc. Allister 1914).

Majanthemum canadense Deckz.!; Lil.-T. (Mc Allister 1914),
» *bifolium* Deckz.!; (N.-T. (?) (Jönsson 1879).

Streptopus roseus Deckz.!; Scilla-T. (Mc Allister 1914).
Polygonatum multiflorum succ.; Deckz.! Stenar 1925, Vesque 1879),
commutatum Deckz.! oder Θ; N.-T. (Mc Allister 1914),
officinale Deckz.!; N.-T.; Nu (Warming 1878, Jönsson 1879, Ono 1928),
latifolium var. *commutatum* Nu (Ono 1928),
vulgare Deckz.!; N.-T. (Mellink 1880).

3. Convallarieae.

a) Convallarinae.

Convallaria majalis succ.; Deckz.!; N.-T. (oder Scilla-T.); (Rosen 1896, Wiegand 1899, 1900, Schniewind-Thies 1901, Sauer 1909, Mellink 1880).

b) Aspidistrinae.

Rhodea japonica Nu (Ono 1928).

4. Parideae.

Medeola virginiana Deckz.! oder Θ; Lil.-T. (Mc Allister 1914).
Paris quadrifolia succ.; Deckz. Θ (selten!); Scilla-T. (vielleicht ausnahmsweise N.-T.); Nu Berghs 1905, Ernst 1902).
Trillium grandiflorum succ.; Deckz. Θ (selten!); Scilla-T. (vielleicht ausnahmsweise N.-T.) (Atkinson 1899, Ernst 1902, Brandt 1916),
cernuum Deckz.!; Scilla-T. (Heatly 1916),
recurvatum Deckz.!; Scilla-T. (N.-T.?) (Coulter und Chamberlain 1903),
sessile Deckz.!; Scilla-T. (Spangler 1925),
Smalii He (Ono 1928).

---

[1] Diese Gattung wurde von Engler ursprünglich zu den Ophiopogonoideen gestellt und erst in den Nachträgen der nat. Pflanzenfam. den Dracaeneen angeschlossen. Vgl. darüber auch N. E. Brown (1914).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

VIII. Ophiopogonoideae.

Liriope graminifolia succ.; Nu (Shimotomai 1927, Ono 1928).

IX. Aletroideae.

Aletris foliatum He (Ono 1928).

X. Luzuriagoideae.

Eustrephus latifolius succ. (Palm 1920).

XI. Smilacoideae.

Smilax herbacea succ. (Humphrey 1914),
China Nu (Ono 1928).

Wenn wir im Anschluß an diese Zusammenstellung der embryologischen Angaben über die *Liliaceae* darangehen, die systematische Verwertbarkeit zu erörtern, müssen wir uns von vornherein darüber klar sein, daß das vorliegende Material bei weitem nicht ausreicht, um die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der ganzen Familie zu erkennen. Im besten Fall wird es gelingen, innerhalb einzelner Gruppen Beziehungen wahrscheinlich zu machen, aber auch da wird es nicht ganz ohne vorsichtige Verallgemeinerungen abgehen. Von besonderem Wert wird es uns sein, wenn es gelingt, die embryologischen Vergleiche durch vergleichend-anatomische Befunde zu stützen. In letzterer Hinsicht stehen uns namentlich die Ergebnisse zu Gebote, zu denen K. Fritsch im Verein mit einigen seiner Schüler gelangt ist.

Im folgenden soll zunächst die Frage erörtert werden, inwieweit wir ein Urteil darüber gewinnen können, ob die Unterfamilien im Sinne Engler's phylogenetisch einheitlich sind oder nicht.

I. *Melanthioideae.*

Diese Unterfamilie erscheint uns in embryologischer Hinsicht in auffallender Weise inhomogen. Die *Tofieldieae* sind durch simultane Teilung der Pollenmutterzellen ausgezeichnet, die primäre Archesporzelle des Ovulums teilt sich in eine distale Zelle, die Deckzelle, und eine proximale Zelle, die Embryosackmutterzelle, und das Endosperm entwickelt sich nach dem helobialen Typus. Die Bildung von Deckzellen und helobiales Endosperm finden sich bei den untersuchten *Helonieae* wieder. Die Teilung der Pollenmutterzellen dieses Subtribus ist uns leider nicht bekannt. Dennoch können wir mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß zwischen den *Tofieldieae* und *Helonieae* sehr enge Beziehungen bestehen. In dieser Hinsicht ließe sich vor allem anführen, daß bei beiden eine besondere und recht seltene Form des helobialen Endosperms festgestellt worden ist. Die primäre chalazale Endospermzelle wird

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nämlich hier nicht zu einem Haustorium, sondern sie verhält sich so wie die mikropylare, es finden in ihr zunächst Kernteilungen und dann Zellbildung statt.

Eine zweite sich klar unter den *Melanthioideae* heraushebende Gruppe wird von den *Uvularieae* und *Colchiceae* zusammen gebildet. Sie ist durch sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen, durch das Fehlen von Deckzellen in der Samenanlage und durch nukleare Endospermentwicklung gekennzeichnet.

Die untersuchten *Veratreae* gleichen durch die sukzedane Teilung der Pollemutterzellen den *Uvularieae* und *Colchiceae*, unterscheiden sich jedoch von ihnen durch die Bildung von Deckzellen und durch die helobiale Endospermentwicklung.

Gemeinsame Merkmale, die recht deutlich eine Grenze gegenüber den bisher besprochenen Abteilungen der *Melanthioideae* ziehen, kennzeichnen die *Uvularieae* und *Colchiceae*. Diese haben mit den *Veratreae* die sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen gemeinsam, es fehlt ihnen aber die Deckzellbildung und sie haben nukleares Endosperm.

Vergleichen wir mit diesen embryologischen Verhältnissen anderweitige Befunde, so können wir eine gewisse Übereinstimmung feststellen. Daß die *Tofieldieae* und *Helonieae* enger zusammengehören, zeigt eigentlich schon die Synonymie der hiehergehörenden Arten und beweist das Ergebnis der vergleichend-anatomischen Studien Buxbaum's (1925). Wir sehen, daß nach diesem Autor gewisse anatomische Eigentümlichkeiten der *Tofieldieae*, insbesondere der abnorme Bau der Phloeme in den Gefäßbündeln auf die *Helonieae* übergreifen.

Bezüglich der *Uvularieae, Anguillarieae* und *Colchiceae* kommt Buxbaum zu dem Ergebnis, daß diese Gruppen keinerlei Beziehungen zu den *Tofieldieae, Helonieae* und *Veratreae* erkennen lassen, ein Ergebnis, das vollkommen zu unserem embryologischen Vergleich stimmt. Allerdings betont er auch, daß die *Uvularieae,* zu denen er *Burchardia* rechnet, und die *Anguillarieae*, denen er *Gloriosa*, *Littonia* und *Sandersonia* zuzählt, auch untereinander nicht verwandt sind und *Tricyrtis* eine gänzlich isolierte Stellung einnimmt. Mit diesen Ansichten Buxbaum's können wir uns hier nicht auseinandersetzen, insbesondere weil uns über die Embryologie zu wenig bekannt ist. Höchstens ließe sich anführen, daß die Embryologie von *Tricyrtis hirta* einige Besonderheiten zeigt, die sich bei *Uvularia* und *Gloriosa* nicht finden, so die mächtige Förderung der Antipoden und diejenige Modifikation des nuklearen Endosperms, welche Hegelmaier als die »endogene« bezeichnet hat (vgl. meine Embryologie der Angiospermen, p. 334). Buxbaum hat schließlich sehr nahe Beziehungen zwischen *Gloriosa,* den *Anguillarieae* und den *Colchiceae* aufgedeckt. Die embryologische Übereinstimmung zwischen *Gloriosa* und *Colchicum* stehen sicher damit in Einklang.

Zu den vergleichend-anatomischen und den embryologischen Untersuchungen wurde Material verschiedenen Umfangs verwendet. Wir können daher nicht erwarten, daß die Ergebnisse beider sich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

decken. Aber der Vergleich weist doch, wie wir gesehen haben, eine gewisse Übereinstimmung und nirgends einen Widerspruch auf. Somit dürfte es auch ganz wohl begründet sein, wenn wir folgendes als Ergebnis feststellen:

Die *Melanthioideae* im Sinne Engler's sind nicht einheitlich. Die *Tofieldieae* und *Helonieae* bilden eine eng zusammengehörende Gruppe. Eine weitere einheitliche Gruppe dürften die *Veratreae* bilden. Die embryologischen Befunde stützen ferner die von Buxbaum vermutete nahe Verwandtschaft der *Colchiceae* mit *Gloriosa*.

II. *Herrerioideae.*

Embryologische Angaben liegen nicht vor.

III. *Asphodeloideae.*

Engler teilt diese Unterfamilie in eine Anzahl von Subtriben ein, von denen hier nur die *Asphodeleae,* die *Hemerocallideae* und die *Aloineae* besprochen werden können, da nur über diese embryologische Angaben vorliegen. Am reichsten gegliedert sind davon die *Asphodeleae,* von denen zunächst die Untergruppen der *Asphodelinae* und der *Anthericinae* erörtert werden mögen.

Die *Asphodelinae* erweisen sich als einheitlich, wenn man zu ihnen die Gattungen *Asphodelus, Asphodeline* und *Eremurus* rechnet. Sie sind gekennzeichnet durch simultane Teilung der Pollenmutterzellen, durch die Bildung von Deckzellen im Ovulum und helobiale Endospermentwicklung. Zu den *Asphodelinae* wird von Stenar (1928a) aber auch die Gattung *Bulbine* gerechnet, denn nicht nur, daß bei dieser ebenfalls die genannten embryologischen Merkmale vorkommen, ist auch bei den Gattungen *Asphodelus, Asphodeline, Eremurus* und *Bulbine* ein Arillus vorhanden.

Zu den *Anthericinae,* einer wesentlich formenreicheren Gruppe, gehören nach Abscheidung von *Bulbine* die Gattungen *Anthericum, Chlorophytum* und *Arthropodium,* die sukzedane Teilung von Pollenmutterzellen und die Bildung von Deckzellen aufweisen; ferner ist für *Anthericum* und *Arthropodium* helobiale Endospermentwicklung nachgewiesen. Stenar nimmt nun mit Recht auch hier wieder eine Umstellung gegenüber dem System Engler's vor, denn er fand bei der von Engler zu den *Asphodelinae* gestellten Gattung *Paradisea* sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen, Bildung von Deckzellen und helobiale Endospermentwicklung, dagegen keinen Arillus, anderseits aber ein Embryosackhaustorium, wie es bei *Anthericum* (Schnarf 1928*b*) auftritt.

Von den übrigen Gattungsgruppen der *Asphodeleae* ist hier nur noch die der *Dianellinae* zu erwähnen. Bei *Dianella* sp. wird simultane Teilung der Pollenmutterzellen angegeben.

Die embryologischen Befunde innerhalb der *Asphodeleae* sind somit geeignet, darauf hinzuweisen, daß dieser Subtribus nicht einheitlich ist. Wir finden einerseits eine »simultane«, aus den Gattungen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Asphodelus, Asphodeline, Eremurus und *Bulbine* bestehende Gruppe, der sich vermutlich auch die unvollständig bekannte Gattung *Dianella* anschließen dürfte; anderseits eine »sukzedane« Gruppe, der vorläufig die Gattungen *Anthericum, Paradisea, Chlorophytum* und *Anthropodium* zuzurechnen sind. Es ist nun von besonderem Interesse, daß diese Gruppierung mit den Befunden vergleichend-anatomischer Studien vollkommen im Einklang steht. Es gelangte nämlich Bouvier (1915) zu der Auffassung, daß *Paradisea, Anthericum, Chlorophytum* und *Arthropodium* eine geschlossene Gruppe bilden, zu welcher *Bulbinella,* eine *Bulbine* nahestehende Gattung, nicht gehört. Wir sehen also auch, daß die Umstellung der Gattungen *Paradisea* und *Bulbine* nicht bloß ein embryologisches, sondern auch ein vergleichend-anatomisches Postulat ist.

Innerhalb der *Hemerocallideae* liegen nur bezüglich der Gattungen *Hosta* und *Hemerocallis* Angaben vor. Nach diesen werden bei beiden die Pollenmutterzellen sukzedan geteilt und das Endosperm entsteht von Anfang an nuklear. Nicht zu vernachlässigen ist aber der Umstand, daß bei *Hosta* Deckzellen gebildet werden, bei *Hemerocallis* dagegen solche nur in vereinzelten Fällen gebildet werden.

Für die *Aloïneae* ist zunächst die simultane Teilung der Pollenmutterzellen charakteristisch, die allerdings wenigen Daten über die Entwicklung des weiblichen Gametophyten geben die bildung von Deckzellen an. Über die Bildung des Endosperms ist uns leider gar nichts bekannt. Dennoch ist die Übereinstimmung mit den *Asphodelinae* durch das Auftreten einer echten Arilius-Bildung gegeben. Daß eine solche bei *Aloë* auftritt, wird u. a. von Coulter und Chamberlain (1903, p. 53) angegeben. Bezüglich *Kniphofia* bildet A. Berger (1908, p. 32, Fig. 13, *C, D)* eine solche ab und ich selbst kann diese Beobachtung für *Kniphofia aloides* bestätigen.

Die embryologischen Daten über die *Asphodeloideae* zusammenfassend, können wir feststellen, daß diese Unterfamilie nicht einheitlich erscheint. Wir sehen einerseits eine Gruppe, die durch die simultane Teilungsart der Pollenmutterzellen ausgezeichnet ist: *Asphodelinae, Dianellinae* und *Aloineae;* anderseits Formen, denen die sukzedane Art gemeinsam ist. *Anthericinae* und *Hemerocallideae.* Die »simultane« Gruppe dürfte wahrscheinlich in den engsten verwandtschaftlichen Beziehungen stehen. Ob dasselbe von der sukzedanen Gruppe zu sagen ist, erscheint unsicher.

Bei der Besprechung der *Melanthioideae* und der *Asphodeloideae* konnten wir die Entwicklungsweise des Embryosackes ganz unbeachtet lassen, da allen bisher untersuchten Vertretern der Normaltypus gemeinsam ist. Eine Übereinstimmung, die natürlich nichts über die Einheitlichkeit oder polyphylètische Entstehung auszusagen geeignet ist. Der Normaltypus ist meines Erachtens ein Hinweis darauf, daß die *Melanthioideae* und *Asphodeloideae* die ursprünglicheren Liliaceen enthalten dürften, im Gegensatz zu

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

den weiterhin zu besprechenden Unterfamilien, in denen sich die abnormen Entwicklungstypen des Embryosackes ganz auffallend häufen.

IV. *Allioideae.*

Zunächst ist bei den bisher untersuchten Vertretern durchaus die sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen festgestellt worden. Von den drei Abteilungen, in welche die *Allioideae* nach Engler zerfallen, erscheinen im übrigen nur die *Allieae* besser untersucht und auch da liegen uns fast nur über *Allium* und *Gagea* reichlichere Angaben vor. Innerhalb der Gattung *Allium* finden wir zunächst, daß keine Deckzellen gebildet werden und es ist vermutlich die Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Typus für sie kennzeichnend. Das Endosperm bildet sich nach dem nuklearen Typus, der auch für *Gagea* nachgewiesen ist. Auch werden bei dieser Gattung keine Deckzellen gebildet, dagegen entwickelt sich der Embryosack bei *Gagea lutea* nach dem *Lilium*-Typus.

V *Lilioideae.*

Engler unterscheidet unter diesen zwei Abteilungen, die *Tulipeae* und die *Scilleae*. Es ist zweifellos von größtem Interesse, daß sich diese durch ihre embryologischen Merkmale sehr deutlich voneinander abgrenzen. Gemeinsam ist, daß die Pollenmutterzellen sukzedan geteilt werden. Dagegen wird innerhalb der *Tulipeae* die primäre Archesporzelle direkt zur Embryosackmutterzelle, während bei allen untersuchten *Scilleae* Deckzellen gebildet werden. Ferner ist für die *Tulipeae* der *Lilium*-Typus[1] charakteristisch, der neben dem Normaltypus auftritt.

Bei den *Scilleae* dagegen kommt niemals der *Lilium*-Typus, dagegen oft der *Scilla*-Typus neben dem Normaltypus vor. Hinsichtlich der Endospermentwicklung ist bei den *Tulipeae* nur die nukleare Bildungsweise bekannt. Dagegen ist unter den *Scilleae* die helobiale Entstehung bei *Ornithogalum nutans* festgestellt, im übrigen aber ebenfalls nuklear sich bildendes Endosperm angegeben worden.

Diese scharfe Scheidung zwischen *Tulipeae* und *Scilleae* ist so auffallend, daß ich den Gedanken vertreten möchte, daß die *Lilioideae*, die den Kern der Liliaceen bilden, diphyletisch sind. Diese Vermutung wird insbesondere auch dadurch unterstützt, daß Fuchsig (1911) feststellen konnte, daß die *Tulipeae* in ihren Organen Raphiden führen, die *Scilleae* dagegen nicht.

VI. *Dracaenoideae.*

Die embryologischen Angaben über diese Unterfamilie beschränken sich auf einige Arten der *Yucceae* und *Dracaeneae*. Soweit sich auf Grund dieses Materials urteilen läßt, scheint die sukzedane

[1] In einer vorläufigen Mitteilung beschreibt Bambicioni (1928) für *Fritillaria persica* eine andere, dem *Peperomia*-Typus im Sinne Palm's einzureihende Entwicklungsweise des Embryosackes. Inwieweit diese Angabe einer Nachprüfung bedarf, kann erst nach dem Erscheinen des ausführlichen Berichtes beurteilt werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Pollenentwicklung, die Bildung von Deckzellen in der Samenanlage und die Entwicklung des Embryosackes nach dem Normaltypus charakteristisch zu sein. Die Endospermentwicklung, und zwar die nukleare, ist nur für eine *Yucca* bekannt.

Engler (in nat. Pfl.-Fam. Nachträge 1897, p. 76) reiht auch die Gattung *Sanseviera* unter die *Dracaeneae* ein, die er ursprünglich zu den *Ophiopogoideae* gestellt hatte. Was zunächst die Abtrennung von dieser Unterfamilie betrifft, so erscheint sie nach den embryologischen Befunden Guérin's (1927) berechtigt. Denn dieser fand bei einer Anzahl *Sanseviera*-Arten, daß in den Antheren in jeder einem Loculus entsprechenden Region nur eine einzige Reihe übereinanderliegender Pollenmutterzellen gebildet werde, daß dagegen bei den Gattungen *Ophiopogon, Peliosanthes* und *Liriope* diese auffällig verkürzte und eingeschränkte Pollenentwicklung nicht stattfinde. Damit ist natürlich die Zuweisung zu den *Dracaeneae* noch nicht gestützt, da deren Archesporentwicklung in den Antheren nicht bekannt ist. Es kann hier nur darauf hingewiesen werden, daß Zweigelt (1912) vielfache Übereinstimmung mit *Dracaena* fand.

VII. *Asparagoideae.*

Bei dem Umstande, daß diese Unterfamilie eine Anzahl habituell und morphologisch so verschiedener Typen umfaßt und eigentlich nur durch die Beschaffenheit der Frucht zusammengehalten wird, wäre es natürlich besonders erwünscht, aus der vergleichenden Embryologie heraus die polyphyletische Entstehung der Unterfamilie wahrscheinlich zu machen. Leider sind die vorliegenden Ergebnisse für diesen Zweck nicht ausreichend.

Nach den vorliegenden Angaben scheint es, daß bei den *Asparagoideae* die Pollenmutterzellen sukzedan geteilt werden. Unter den *Asparageae* ist nur für *Asparagus* die Bildung von Deckzellen in der Samenanlage und nukleare Endospermentwicklung bekannt. Die besser untersuchten *Polygonateae* zeigen so variable Verhältnisse in der Entwicklung des weiblichen Gametophyten wie wir sie bei keiner Liliaceengruppe gleichen Ranges wiederfinden. Bei einer Anzahl Vertreter ist sogar die Bildung oder das Fehlen von Deckzellen innerhalb derselben Art festgestellt worden (vgl. darüber auch Dahlgren 1927); für andere Arten werden Deckzellen angegeben und bei *Clintonia* fehlen solche. Bemerkenswert ist ferner, daß bei *Smilacina, Majanthemum* und *Polygonatum* eine oder auch zwei Embryosackmutterzellen angetroffen werden, letzteres zwar seltener, jedoch bei weitem nicht so selten, als es sonst unter den Monokotyledonen gefunden worden ist. Ebenso variabel ist die Entwicklungsweise des Embryosackes. Bei *Polygonatum*-Arten ist nur der Normaltypus zu finden. Bei *Streptopus, Majanthemum* und *Smilacina* treten *Scilla*- und *Lilium*-Typus auf und bei *Clintonia* ist eine Modifikation des *Oenothera*-Typus beschrieben worden. Das Endosperm entwickelt sich, so weit bekannt, nach der nuklearen Entstehungsweise.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wenn wir die hier kurz zusammengefaßten Verhältnisse bei den *Polygonateae* überblicken, so gewinnen wir die Vorstellung, daß gerade diese große Variabilität ein Charakteristikum dieser Gruppe sei, Sie bieten das Bild einer natürlichen Gruppe, welche im Begriff ist, von primitiveren zu abgeleiteten, und zwar im allgemeinen verkürzten Wegen ontogenetischer Entwicklung überzugehen, wobei aber noch keine festgefügte Ordnung in dieser Entwicklung eingetreten ist.

Die *Convallarieae* sind nur ungenügend bekannt. Bei *Convallaria majalis* wird im Ovulum eine Deckzelle gebildet und der Embryosack entwickelt sich nach dem Normaltypus. Bei *Rhodea japonica* entsteht das Endosperm nuklear.

Die *Parideae* erinnern an die *Polygonateae* insofern als bei ihnen die Bildung von Deckzellen nicht mehr streng fixiert ist. Zunächst gibt es auch hier wieder Formen, wo entweder eine Deckzelle vorhanden ist oder fehlt: *Medeola, Paris* und *Trillium grandiflorum,* während bei anderen *Trillium*-Arten die Bildung von Deckzellen beschrieben ist (vgl. auch Dahlgren 1927). Hinsichtlich der Entwicklung des Embryosackes herrscht der *Scilla*-Typus vor. Für *Medeola* wird der *Lilium*-Typus angegeben. Bezüglich der Endospermbildung ist zu bemerken, daß bei *Trillium Smalii* jüngst der helobiale Typus beobachtet worden ist.

Die hier erörterten embryologischen Eigentümlichkeiten liefern kaum entscheidende Gründe zu der oben gestellten Frage, ob die *Asparagoideae* einheitlich seien oder nicht. Zweigelt kommt durch seine vergleichend-anatomischen Studien zur Ansicht, daß die *Asparageae* eine ziemlich isolierte Stellung einnehmen. Zu dieser Meinung stehen die spärlichen Angaben über die *Asparageae* nicht in Widerspruch. Zweigelt fand ferner, daß alle *Polygonateae* sehr deutlich durch gewisse anatomische Eigentümlichkeiten zusammengehalten werden, und damit stehen die embryologischen Befunde völlig im Einklang. Schließlich kommt Zweigelt zu dem Ergebnis, daß die *Parideae* nicht nur aus den *Asparagoideae*, sondern überhaupt aus den *Liliaceae* auszuscheiden seien. Auf Grund der Merkmale, die hier in erster Linie erörtert werden, läßt sich jedoch dieser Schluß nicht ziehen, wenigstens nach den bis heute vorliegenden Befunden.

VIII. *Ophiopogonoideae.*

Bei *Liriope* wurde sukzedane Pollenentwicklung und nukleare Endospermbildung festgestellt. Vergleiche im übrigen die früher mitgeteilten Befunde an *Sanseviera*-Arten.

IX. *Aletroideae.*

Bei *Aletris foliatum*[1] ist helobiale Endospermentwicklung festgestellt worden, ein Befund, der wohl dagegen spricht, daß die *Aletroideae* den *Ophiopogonoideae* angeschlossen werden.

---

[1] Im Ind. Kew. kommt dieser Name nicht dagegen gibt es chinesische Art *A. foliosa* Bureau et Franch.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

X. *Luzuriagoideae.*

Für *Eustrephus latifolius* wird sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen angegeben.

XI. *Smilacoideae.*

Bei *Smilax herbacea* wurde sukzedane Bildung der Pollenmutterzellen, bei *S. China* nukleare Endospermbildung angegeben. Über die Entwicklung des weiblichen Gametophyten ist überhaupt nichts bekannt.[1] —

Die bisherigen Erörterungen beschränkten sich auf die Frage, inwieweit die verschiedenen Abteilungen im System Engler's als homogen bezeichnet werden können. Es zeigte sich dabei, daß zum mindesten die *Melanthioideae*, die *Asphodeloideae* und die *Lilioideae* nicht einheitlich sind. Bezüglich der *Asparagoideae* gibt das bisher untersuchte Material keine beweisenden Belege.

Es entsteht nun die Frage, ob sich zwischen den verschiedenen Unterfamilien Engler's engere Zusammenhänge nachweisen oder doch wahrscheinlich machen lassen. Bevor wir jedoch darauf eine Antwort zu geben versuchen, erscheint es notwendig, die in erster Linie herangezogenen embryologischen Merkmale im allgemeinen zu besprechen, insbesondere auch Klarheit darüber zu gewinnen, welche Merkmale als primitiv, welche als abgeleitet zu betrachten seien.

Bezüglich der Pollenentwicklung finden wir bei den *Liliaceae* sowohl die simultane als auch die sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen vertreten. Auf die Frage, welche dieser Bildungsweisen die ursprünglichere ist, möchte ich hier nicht eingehen. Den Gründen, welche von den verschiedenen Autoren für die eine oder andere Alternative angeführt wurden, kann die Verbreitung der beiden Zellteilungsarten unter den *Liliaceae* keine neuen hinzufügen. Für den vorliegenden Zweck erscheint es vor allem von Bedeutung, daß die simultane und sukzedane Bildungsweise ein wertvolles systematisches Merkmal bilden. Wie wir gesehen haben, ergibt die Verwendung desselben solche Ergebnisse, die durch morphologische oder anatomische Befunde gestützt sind. Wir sehen insbesondere, daß sicher natürliche Einheiten durch denselben Teilungsmodus ausgezeichnet sind. Ich weiß dabei sehr wohl, daß von manchen Autoren gegen die systematische Verwertbarkeit der simultanen oder sukzedanen Zellteilung eingewendet wird, daß sogar innerhalb einer Gattung beide Bildungsweisen angegeben worden sind. Aber abgesehen davon, daß vielleicht doch noch diese Angaben einer Nachprüfung bedürfen, wird es wohl kaum ein Merkmal geben, das sich in allen Abteilungen des Systems als unbedingt verläßlicher phylogenetischer Führer bewährt.

---

[1] Dies sei ausdrücklich mit Rücksicht auf die irrtümliche Angabe bei Schürhoff (1926, p. 484) über »*Smilax sessifolia*« festgestellt. Es liegt eine Verwechslung mit der zu den *Polygonaleae* gehörigen *Smilacina sessilifolia* vor.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Eine zweite Gruppe von Merkmalen, die bei den *Liliaceae* eine große Rolle spielen, bildet der Umstand, daß die primäre Archesporzelle in der Samenanlage entweder eine Deckzelle abgliedert oder direckt zur Embryosackmutterzelle wird. In diesem Falle besteht wohl kaum ein Zweifel darüber, welches Verhalten primitiv, welches abgeleitet ist. Wir können doch wohl nur das Nichtvorhandensein einer Deckzelle als Verlust auffassen, da dieser Verlust nur eine Teilerscheinung der bei den Angiospermen klar hervortretenden Tendenz ist, den Nuzellus zu verkleinern und die Ontogenie des weiblichen Gametophyten abzukürzen.

Diese Tendenz kommt auch in der Entwicklung des Embryosackes zur Geltung. Bei den *Liliaceae* finden wir die verschiedensten Typen vertreten und es besteht wohl kaum ein Zweifel, daß der Normaltypus der ursprünglichste ist (vgl. auch meine Embryologie p. 244 ff.).

Als sehr schwierig und im allgemeinen noch nicht endgültig gelöst erscheint uns die Frage nach dem Verhältnis der Endospermtypen zueinander. Hier bei den *Liliaceae* finden wir nur zwei derselben vertreten, den helobialen und den nuklearen Typus. Wenn ich hier den ersteren für den ursprünglicheren halte, so steht dies im Einklang mit meiner vor einigen Jahren (Schnarf 1925) geäußerten Vermutung, daß bei den *Polycarpicae* das zellulare Endosperm das ursprünglichste sei und von diesem das helobiale und weiterhin das nukleare abzuleiten seien.

Die Verbreitung der Endospermtypen bei den von den *Polycarpicae* abzuleitenden Monokotyledonen, schien mir zugunsten dieser Hypothese zu sprechen und auch Ono (1926) schloß sich dieser an. Bei den *Liliaceae* sehen wir nun sehr klar, daß tatsächlich das helobiale Endosperm ursprünglicher ist als das nukleare. Denn eine Durchsicht der vorliegenden Befunde zeigt, daß das helobiale Endosperm mit den zweifellos ursprünglichen Eigenschaften der Deckzellbildung und des Normaltypusses verbunden ist. Im Gegensatz dazu findet sich nukleares Endosperm fast nur dort, wo die Deckzellen weggefallen oder ein abnormaler Embryosacktypus auftritt.

Schließlich möchte ich noch auf das früher besprochene verhältnismäßig häufige Vorkommen von zwei Archesporzellen bei den *Polygonaleae* hinweisen. Ich glaube, wir können in diesem nur eine Progression erblicken, die gewissermaßen erst im Entstehen begriffen ist.

Wir gehen nun zu den Folgerungen über, die sich für die Systematik ergeben. Ich muß da vor allem vorausschicken, daß das vorliegende embryologische Material nicht gestattet, ein neues Liliaceensystem zu begründen. Dazu bestehen gegenwärtig noch viel zu viel Lücken. Aber es wird vielleicht möglich sein, einzelne Glieder aus dem bisherigen unbefriedigenden System herauszunehmen und zu kleinen Ketten aneinanderzureihen.

Zunächst dürfte ein engerer Zusammenhang zwischen den durch simultane Teilung der Pollenmutterzellen ausgezeichneten

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gruppen bestehen, nämlich den *Tofieldieae (Helonieae), Asphodelinae, Dianellinae* und *Aloineae*. Die *Helonieae* sind hier genannt, obwohl ihre Pollenbildung nicht bekannt ist, aber in anderer Hinsicht schließen sie sich eng an die *Tofieldieae* an. Bezüglich der *Asphodelinae* ist zu bemerken, daß sie in dem früher besprochenen Umfang, also mit Ausschluß von *Paradisea* und unter Zuziehung von *Bulbine* zu nehmen sind. Über die weitgehende Übereinstimmung zwischen ihnen und den *Aloineae* wurde schon früher gesprochen. Für den Anschluß der *Dianellinae* fehlen uns die Befunde. Der vorläufige Versuch einer graphischen Darstellung der genannten Gruppen müßte dementsprechend etwa folgendermaßen ausfallen:

Ziemlich wahrscheinlich dürften auch nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den *Veratreae* und den *Anthericinae* (letztere in der früher erwähnten Umgrenzung genommen) bestehen; vielleicht finden hier die *Allioideae* und die *Scilleae* ihren Anschluß.

Bezüglich der *Colchiceae* wurde schon früher hervorgehoben, daß nahe Beziehungen zu Formen bestehen, die unter dem etwas heterogenen Kreise der *Uvularieae* Engler's zu suchen sind, nach den Ergebnissen Buxbaum's wäre da an *Gloriosa* zu denken. Eine weitere Frage wäre die, ob nicht die *Colchiceae* in dem Bereiche einer ganz anderen Unterfamilie einen Anschluß böten. Es wäre da wohl am ehesten an die *Tulipeae* zu denken, die mit den *Uvularieae* und *Colchiceae* das Fehlen einer Deckzelle gemeinsam haben, bei denen aber die Embryosackentwicklung zum *Lilium*-Typus verkürzt ist.

Die Frage, ob zwischen den jetzt nicht genannten Unterfamilien Verbindungsbrücken zu finden sind, wage ich nicht anzuschneiden, weil da doch noch viel zu wenig embryologisches Tatsachenmaterial bekannt ist. Es sei da diesbezüglich nur bemerkt, daß die *Dracaenoideae* soweit bekannt durch Deckzellbildung und den Normaltypus ausgezeichnet sind, also durch ursprünglichere Merkmale ausgezeichnet sind und daher ihren Platz an einer früheren Stelle des Systems finden sollten. Ähnliches gilt auch für die *Aletroideae*, bei denen helobiales Endosperm nachgewiesen worden ist.

Gewiß sind, wie wir aus dem vorangehenden erkennen, die bisherigen Ergebnisse der Embryologie für die Systematik noch recht unvollkommen. Sie sind aber wohl insofern ausreichend, als sie zeigen, daß die embryologische Durchforschung der *Liliaceae* wesentliche Beiträge zur Sonderung zwischen Verwandtschafts- und Konvergenzähnlichkeit bringen wird. Vielleicht wird aber die Be-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

deutung der Embryologie für die Systematik noch wesentlich über den Bereich der *Liliaceae* hinausreichen und dies zu begründen, dürften einige kurze Hinweise genügen.

Wir haben gesehen, daß bei den *Liliaceae* die embryologischen Verhältnisse außerordentlich variabel sind. Die Art und Weise, wie sich die Pollenmutterzellen teilen, die Bildung oder das Fehlen von Deckzellen, die Entwicklung des Endosperms, alle diese Erscheinungen sind im allgemeinen für ganze Ordnungen, ja für noch größere Verbände konstant; hier aber bei den *Liliaceae* charakterisieren sie kleine Gruppen innerhalb der Familie. Meines Erachtens müssen wir in einer solchen Variabilität ein Zeichen dafür sehen, daß die *Liliaceae* gewissermaßen einen Knotenpunkt innerhalb des natürlichen Systems bilden, d. h. eine Gruppe, welche mit verschiedenen anderen Gruppen in verwandtschaftlichen Beziehungen steht. Es gibt wohl nur noch einen zweiten solchen Knotenpunkt innerhalb der Angiospermen, der eine ganz ähnliche embryologische Mannigfaltigkeit aufweist, nämlich die *Polycarpicae*.

Von diesem Standpunkte aus wäre es nun sehr verlockend, die Beziehungen zu erörtern, welche wir durch die vergleichende Embryologie zwischen den *Liliaceae* und den anderen Familien der Liliifloren oder vielleicht sogar über die Grenzen dieser Ordnung hinaus klarstellen könnten. Es läge sehr nahe, darauf hinzuweisen, daß die *Juncaceae* in sehr auffallender Weise mit den *Tofieldieae* übereinstimmen,[1] daß ferner Aussicht dafür vorhanden ist, für die *Iridaceae* und die *Amaryllidaceae*,[2] die übrigens eine polyphyletische Gruppe sein dürften, Anknüpfung an bestimmten Liliaceenabteilungen zu finden, daß bestimmte embryologische Merkmale, z. B. das helobiale Endosperm, eine sehr interessante, sicherlich systematisch bedeutungsvolle Verbreitung innerhalb der Monokotyledonen besitzen usw. Doch darauf soll hier nicht eingegangen werden. Diese Andeutungen dürften vielleicht genügen, um zu zeigen, daß gerade in dieser Gegend des Systems die vergleichende Embryologie wesentliche Beiträge zur Aufklärung der natürlichen Verwandtschaft bringen wird.

---

[1] Vgl. diesbezüglich auch Gates (1918).
[2] Vgl. darüber auch Menz (1910).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur.

Afzelius K. (1918), Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. (Acta horti Bergiani, *6*, Nr. 3.)

Alden I. (1912), A Contribution to the life history of *Uvularia sessilifolia*. (Bull. Torr. bot. Club, *39*, 439—446.)

Allen Ch. E. (1905), Nuclear division in the pollen mothercells of *Lilium canadense*. (Ann. of. Bot., *19*, 189—257, Taf. 69.)

Atkinson G. F. (1899), Studies reduction of plants. (Bot. Gaz., *28*, 1—28, Taf. 1—6.)

Bambicioni V. (1928), Come avviene in *Fritillaria persica* L. lo sviluppo del gametophito femminile e l'aumento dei cromosomi nella regioni chalazale. (Rendic. r. acc. naz. Lincei Roma, cl. fis., mat. e nat., ser. 6, *6*, 544—546.)

Baranov P. (1926), Cytologische und embryologische Untersuchungen an *Driniopsis maculata* Lindl. (Zeitschr. f. Zellforschung u. mikroskop. Anatomie, *3*, 131 bis 148.)

Berger A. (1908), *Liliaceae-Asphodeloideae-Aloineae*. (Pflanzenreich, IV, 38, III, 11.)

Berghs J. (1905*a*), La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de *Convallaria majalis*. (Cellule, *22*, 41—53, 1 Taf.)

(1905*b*), Le fuseau hétérotypiques des *Paris quadrifolia*. (Cellule, *22*, 201 bis 214, 2 Taf.)

— (1905*c*), La formation des chromosomes hétérotypiques dans la microsporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. (Cellule, *22*, 139—160, 2 Taf.)

Bernard Ch. (1900), Recherches sur les sphères attractives chez *Lilium candidum*, *Helosis guyanensis* etc. (Journ. d. Bot., *14*, 118—124, 177—188, 206—212, Taf. 4, 5.)

Bouvier (1915), Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Asphodeloideae*. (Denkschr. d. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., *91*.)

Brown N. E. (1914), Notes on the genera *Cordyline*, *Dracaena*, *Pleomele*, *Sanseviera* and *Taetsia*. (Kew. Bull., 273—279.)

Buxbaum (1925), Vergleichende Anatomie der *Melanthioideae*. (Repert. spec. nov. regni veg., herausg. v. F. Fedde, Beihefte, Bd. 29.)

Cattorini P. (1914), Intorno all'esistenza delle sfere direttrici o centrosfere nelle cellule del sacco embrionale della *Tulipa* (*Tulipa Gesneriana* Linn., *Tulipa Greigi* Regel.). (Atti Istit. bot. univ. Pavia, II. S., *13*, 299—307, 3 Taf.)

Coulter J. M., Chamberlain C. J. and Schaffner J. M. (1897), Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. (Bot. Gaz., *23*, 412—452, Taf. 32—39.)

— and Chamberlain C. J. (1903), Morphology of Angiosperms.

Dahlgren K. V. O. (1927), Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. (Jahrb. wiss. Bot., *67*, 347—426.)

Digby L. (1910), The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Gallonia candicans*. (Ann. of Bot., *24*, 227—757.)

Dixon H. H. (1895*a*), On the chromosomes of *Lilium longiflorum*. (Proc. R. Irish Acad., 3. ser., *3*, 707—720, Taf., 23.)

— (1895*b*), The nuclei of *Lilium longiflorum*. (Ann. of Bot., *9*, 663—665.)

— (1896), Note on the nuclei of the endosperm of *Fritillaria imperialis*. (Proc. R. Irish Acad., Ser. 3, *3*, 721—726, Taf. 24.)

Engler A. (1888), *Liliaceae*. (In nat. Pflanzenfam., II, 5; vgl. ferner Nachträge 1897.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ernst A. (1901), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. (Flora, *88*, 37—77, Taf. 4—8.)

— (1902), Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* und *Trillium grandiflorum*. (Flora, *91*, 1—46 Taf. 1—6.)

Farmer J. B. and Moore J. E. S. (1905), On the majotic phase (reduction divisions) in animals and plants. (Quat. Journ. microsc. soc. London, *48*, 489—557, Taf. 34—41.)

Ferguson M. C. (1907), Two embryo sac mother cells in *Lilium longiflorum*. (Bot. Gaz., *43*, 418—419.)

Folsom D. (1916), Studies in the morphology of *Yucca glauca*. (Minnesota bot. stud., *4*, 427—435.)

Fuchsig H. (1911), Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Lilioideen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., *120*, Abt. I.)

Fullmer E. L. (1899), The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*. (Bot. Gaz., *28*, 80—88, Taf. 7—8.)

Furlani H. (1904), Zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. (Österr. bot. Zeitschr., *54*, 318—324, 373—379, Taf. 7.)

Gates R. R. (1918), A systematic study of the North-American *Melanthaceae* from the genetic standpoint. (Journ. Linn. Soc., London, Bot., *44*, 131—172, 1 Taf.)

Grégoire V. (1899), Les cinèses polliniques chez les Liliacées. (Cellule, *16*, 235 bis 297, 2 Taf.)

Guérin P. (1927), Le développement de l'anthère et du pollen chez les Liliacées *(Sanseviera, Liriope, Ophiopogon, Peliosanthes)*. (Bull. soc. bot. France, *27*, 253—257.)

Guignard L. (1882). Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. sci. nat. 6. sér., *13*, 136—199.

— (1884), Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. (Ann. sci. nat. Bot. 6. sér. 17. 5—59, Taf.. 1—5.)

— (1885), Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. (Ann. sci. nat. Bot. 6. sér., *20*, 310—372, Taf. 15—18.)

(1891), Nouvelles études sur la fécondation. (Ann. nat. Bot. *14*, 163—296.)

1900). L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. (Ann. nat. Bot., 8. sér., *11*, 365—387, Taf. 9—11.)

1915 a), Sur la formation du pollen. (Compt. rend. Acad. Paris. *160*, 428—433.)

— (1915 b), Nouvelles observations sur la formation du pollen chez certaines Monocotylédones. (Compt. rend. acad. Paris. *161*, 623—625.)

Guilliermond A. (1924), Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et des cellules mères des grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques. (Ann. sci. nat. Bot., *6*; zitiert nach Dahlgren 1927.)

Heatley M. (1916). A study of the life history of *Trillium cernuum*. (Bot. Gaz., *61*, 425—429, Taf. 27.)

Heimann-Winawer P. (1919), Beiträge zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. (Diss. Zürich.)

Hérail J. (1889), Organes reproducteurs et formations de l'oeuf chez les Phanérogames. (Diss. Paris.)

Hofmeister W. (1848), Über die Entwicklung des Pollens. (Bot. Ztg., *6*, 425—434, 649—658, 670—674, Taf. 4, 6.)

— (1849), Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. (Leipzig.)

©Akademie d ologiezentrum.at

Hofmeister W. (1861), Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. (Abh. kön. sächs. Ges. Wiss., *7*, 629—670. Taf. 1—25.)

Humphrey L. E. (1914). A cytological study of the stamens of *Smilax herbacea* (Ohio Nat., *15*, 357—369.)

Ikeda T. (1902), Studies in the physiological functions of the antipodals and related phenomena of fertilization in *Liliaceae* I. *Tricyrtis hirta*. (Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, *5*, 41—72, Taf. 3—6.)

Ishikawa C. (1897), Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L., ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche. (Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, *10*, 193—224, Taf. 16—17.)

Ishikawa M. (1916), A list of the number of chromosomes. (Bot. Mag. Tokyo, *30*, 404—448.)

Jönsson B. (1879/1880), Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. (Acta Univ. Lund., *16*.)

Juel H. O. (1879), Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die dabei auftretenden Unregelmäßigkeiten. (Jahrb. wiss. Bot., *30*, 205—226.)

Koernicke M. (1901), Studien an Embryosack-Mutterzellen. (Sitzb. Niederrhein. Ges. Natur- u. Heilkunde Bonn, 25—34.)

Krupko St. (1928), W sprawie warecka zalazkowego u *Gagea lutea* Kerr. — Remarques sur le sac embryonnaire de *Gagea lutea* Kerr. (Odbitka ze Sprawozdan ze posiedzén Towarzystwa Naukowego Warszawskiego XX. Wydzial III.)

Lawson A. A. (1913), A study in chromosome reduction. (Transact. R. Soc. Edinburgh, *48*, 601—627, 3 Taf.)

Lechmere A. E. (1910), Two embryosac motter cells in the ovule of Fritillaria. (New Phytol., *9*, 257—259.)

Mc Allister F. (1909), The development of the embryo sac of *Smilacina stellata* (Bot. Gaz., *48*, 200—215, Taf. 15.)

— (1913), On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. (Transact. Wisconsin Ac. sci. arts a. letters, *17*, part. I., 599—660, Taf. 16—18.)

— (1914). The development of the embryo sac in the Convallariaceae. (Bot. Gaz., *58*, 136—153.)

Mc Carthy E. M. (1928), The structure and development of *Astelia nervosa* var. *sylvestris*. (Transact. a proc. New Zealand Inst., *59*, 343—360.)

Mac Kenney (1904), Observations on the development of some embryosacs. (Contr. from bot. Lab. Univ. Pennsylvania, *2*, 80—86, Taf. 11.)

Mellink J. F. A. (1880), Over de ontwikkeling van den kiemzak bij Angiospermen. (Acad. Proefschr. Leiden.)

Menz J. (1910), Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gattung Allium nebst einigen Bemerkungen über die anatomischen Beziehungen zwischen *Allioideae* und *Amaryllioideae*. (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., *109*, Abt. I, 475—533, 3 Taf.)

Miyake K. (1906), Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. (Jb. wiss. Bot., *42*, 83—120, Taf. 3—5.)

Modilewski J. (1925), Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. (Bull. jard. bot. Kieff., *2*, 9—19, 1 Taf.)

— (1928), Weitere Beiträge zur Embryologie und Cytologie von Allium-Arten. (Bull. jard. bot. Kieff., *7—8*, 57—64, 1 Taf.)

Mottier D. M. (1898). Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge der Befruchtung. (Jahrb. wiss. Bot., *31*, 125—158, Taf. 2, 3.)

Němec B. (1923), Zurodněni u *Gagea bohemica* (Věstnik královské české společnosti nauk, matematico-přirodovědecka Nr. 14.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Newton W. C. F. (1926), Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. (Journ. Linn. Soc, London, *47*, 339—354, Taf. 7—10.)

Nothnagel M. (1916), Reduction divisions in the pollen mother cells of *Allium tricoccum*. (Bot. Gaz., *61*, 454—476, Taf. 28—30.)

Ono T. (1926), Embryologische Studien an *Helionopsis breviscapa*. (Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 4. Ser. Biol., Sendai, *2*, 93—104.)

— (1928), Endospermbildung von Liliaceen. (Bot. Mag. Tokyo. 445—448.)

Overton E. (1891), Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium martagon*. (Festschr. f. Nägeli und Kölliker.)

Palm B. (1920), Preliminary notes on pollen development in tropical Monocotyledons. (Svensk bot. Tidskr., *14*, 261—266.)

Poisson J. (1903), Matériaux pour servir à l'histoire de l'ovule et de la graine. (Bull. museum hist. nat., 201—208.)

Reed H. S. (1903), The development of the Macrosporangium of *Yucca filamentosa*. (Bot. Gaz., *35*, 209—214.)

Robbins W. W. a. Borthwick H. A. (1925), Development of the seed of *Asparagus officinalis*. (Bot. Gaz., *80*, 426—438.)

Rosen F. (1896), Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzelle III. Kern und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. (Cohn, Beitr. Biol. Pfl., *7*, 225—312, Taf. 2—5.)

Saame O. (1906), Über Kernverschmelzung bei der karyokinetischen Kernteilung im protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes von *Fritillaria imperialis*. (Ber. d. bot. Ges., *24*, 300—303, Taf. 14.)

Sachs J. (1874), Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. (Leipzig.)

Sakamura T. and Stow J. (1926), Über die experimentell veranlaßte Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. (Jap. Journ. of Bot., *3*, 111—137, Taf. 3.)

Sargant E. (1896), The formation of the sexual nuclei in *Lilium martagon*. I. Oogenesis. (Ann. of Bot., *10*, 445—477, Taf. 22—23.)

— (1897). The formation of the sexual nuclei in *Lilium martagon*. II. Spermatogenesis. (Ann. of Bot., *11*, 187—224, Taf. 10, 11.)

Sauer L. W. (1909). Nuclear divisions in the pollen mothercells of *Convallaria majalis* L. (Ohio Nat., *9*, 497—505.)

Schaffner J. H. (1897), The division of the Macrospore nucleus [of *Lilium philadelphicum*]. (Bot. Gaz., *23*, 430—452, Taf. 37—39.)

— (1901), A contribution to the life history and cytology of *Erythronium*. (Bot. Gaz., *31*, 369—387.)

— (1906). Chromosome reduction in the microsporocytes of *Lilium tigrinum*. (Bot. Gaz., *41*, 183—191, Taf. 12, 13.)

Schnarf K. (1925), Kleine Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*). (Öst. bot. Ztschr., 40—50.)

— (1928 a). Über die Endospermentwicklung bei *Ornithogalum*. (Öst. bot. Ztschr., *77*, 173—177.)

— (1928 b), Über das Embryosackhaustorium bei *Anthericum*. (Öst. bot. Ztschr., *77*, 287—291.)

— (1929), Embryologie der Angiospermen. (Berlin.)

Schniewind-Thies J. (1901), Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. (Jena.)

Schürhoff P. N. (1922), Zur Polyembryonie von *Allium odorum*. (Ber. d. bot. Ges., *40*, 374—381.)

— (1926), Die Zytologie der Blütenpflanzen. (Stuttgart.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Seelieb W. (1924), Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* L. Wahlenb. (Bot. Not., 172—178.)

Shimotomai N. (1927), Über Störungen der meiotischen Teilungen durch niedrige Temperaturen. (Bot. Mag. Tokyo, *41*, 149—160.)

Shoji T. und Nakamura T. (1928), On the dioecism of garden Asparagus (*Asparagus officinalis* L.) (Jap. Journ. of Bot., *4*, 126—151.)

Smith R. W. (1911), The tetranucleate embryo sac of Clintonia. (Bot. Gaz., *52*, 209—217, Taf. 5.)

Soltwedel F. (1882), Freie Zellbildung Embryosaek der Angiospermen. (Jenaische Ztschr., *15*, 341—380.)

Spangler R. C. (1925), Female gametophyte of *Trillium sessile* (Bot. Gaz., *79*, 217—221, Taf. 16, 17.)

Stenar H. S. (1925), Embryologische Studien. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllideen. (Akad. Abh. Uppsala.)

— (1927). Über die Entwicklung des siebenkernigen Embryosackes bei *Gagea lutea* Kerr. (Svensk bot. Tidskr., *21*, 344—360.)

— (1928 a), Zur Embryologie der Asphodeline-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisea*. (Svensk bot. Tidskr., *22*, 145—159.)

— (1928 b), Zur Embryologie der *Veratrum*- und *Anthericum*-Gruppe. (Bot. Not., 357—378.)

Stiffler E. G. (1925), Development of embryo sac in *Gasteria*, *Cyrtanthus*, and *Veltheimia*. (Bot. Gaz., *79*, 207—216, Taf. 14, 15.)

Strasburger E. (1875), Über Zellbildung und Zellteilung. (Jena.)

— (1879 a), Die Angiospermen und die Gymnospermen. (Jena.)

— (1879 b), Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. (Bot. Ztg., *37*, 265—279, 281—288, Taf. 3.)

— (1880), Zellbildung und Zellteilung. (Jena.)

— (1882), Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. (Arch. mikrosk. Anat., *21*, 476—590, Taf. 25—27.)

— (1888), Über Kernteilung und Zellteilung im Pflanzenreiche (nebst Anhang über Befruchtung). (Histol. Beitr., I, Jena.)

— (1895), Karyokinetische Probleme. (Jb. wiss. Bot., *28*, 151—204, Taf. 2, 3.)

— (1908), Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. (Jb. wiss. Bot., *45*, 477—570, Taf. 1—3.)

Suessenguth K. (1921), Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. (Diss. München, 1919; auch Beih. bot. Centralbl., *38*, Abt. II, 1921.)

— (1921), Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. (Flora, *119*, 313—328.)

Sykes M. G. (1908), Nuclear division in *Funkia*. (Arch. f. Zellf., *1*, 380—398, Taf. 8, 9.)

Täckholm G. und Söderberg E. (1917/18), Über die Pollenentwicklung bei Cinnamomum nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. (Ark. f. Bot., *15*, Nr. 8.)

— — (1918), Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung den Pollenmutterzellen. (Svensk bot. Tidskr., *12*, 189—201.)

Timm H. (1928), Untersuchungen über die Sterilitätsursachen *Hemerocallis fulva* und *citrina*. (Planta, *5*, 784—808.)

Treub M. und Mellink J. (1880), Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. (Arch. Néerland. *15*, 452—457, Taf. 9, 10.)

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vesque J. (1878), Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. sci. nat. Bot. sér. 6, *6*, 237—285.)

— (1879), Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. (Ann. sci. nat. Bot. sér 6, *8*, 261—390.)

Wagner N. (1917), Sur les chondriosomes et les plastides pendant la formation du pollen chez *Veratrum album* L. var. *Lobelianum Bernh.* (Mém. soc. nat. Kiew, *25*, Nr. 2.)

Warming E. (1878), De l'ovule. (Ann. sci. nat. Bot. sér. 6., *5*, 177—266, Taf. 7—13.)

Wiegand K. M. (1899), The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. (Bot. Gaz., *28*, 328—359, Taf. 24—25.)

— (1900), The development of the embryosac in some Monocotyledonous plants. (Bot. Gaz., *30*, 25—47, Taf. 6, 7.)

Wimmel Th. (1850), Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens. (Bot. Ztg., *8*, 225—235, 241—248, 289—294, 313—320, Taf. 5.)

Yamanouchi S. (1901), Einige Beobachtungen über Centrosomen in Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum*. (Beih. bot. Centralbl., *10*, 301—304, 1 Taf.)

Zacharias E. (1888), Über Kern- und Zellteilung. (Bot. Ztg., 33—40, 51—62, Taf. 2.)

Zalewski A. (1882), Über die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen einiger Liliaceen. (Bot. Ztg., *40*, 467—480.)

Zweigelt F. (1912), Vergleichende Anatomie der *Asparagoideae, Ophiopegonoideae, Aletroideae, Luzuriagoideae* und *Smilacoideae* nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen *Ophiopogonoideae* und *Dracaenoideae*. (Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., *88*, 10 Taf.)